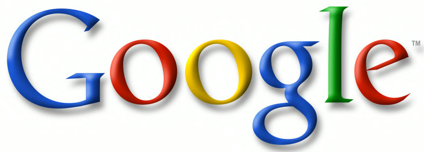
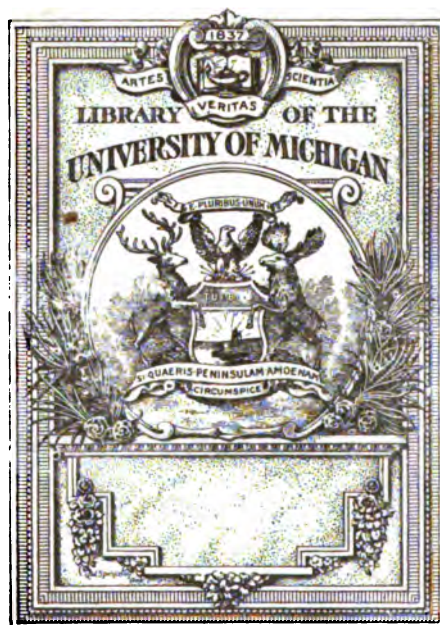



1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
PLURIBUS UNUM
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE

INVESTIGACIONES MICROGRÁFICAS

EN EL

ENCÉFALO DE LOS BATRÁCEOS Y REPTILES

CUERPOS GENICULADOS Y TUBÉRCULOS CUADRIGENINOS

DE LOS MAMÍFEROS

por

D. Pedro Rămón y Cajal

DIRECTOR DE TRABAJOS ANATÓMICOS

DE LA

Facultad de Medicina de Zaragoza



ZARAGOZA

Establecimiento Tipográfico de «La Derecha», San Miguel, 12.

1894

Cerebro de los batráceos

I

Las interesantes investigaciones de Stieda, Obstón, Edinger, Bellonci, etc., nos han proporcionado una noción acabada de la disposición general de las vesículas anteriores en estos vertebrados.

Estos mismos sabios han realizado estudios encaminados á la dilucidación de la estructura de estos centros, á cuyas investigaciones, ejecutadas preferentemente con los procederes clásicos del carmín, hematoxilina, ácido ósmico, etc., debemos añadir un buen número de trabajos modernos llevados á cabo con el renombrado método de Golgi.

***

Según Edinger (1) el cerebro anterior de los batráceos se caracteriza y distingue del de otros animales, por la especial disposición de su corteza que reproduce la fase embrionaria del cerebro de los vertebrados superiores y por las exíguas dimensiones del *ganglio basal* ó *primordial.*

Como hemos de ver muy pronto, el cerebro anterior de los batráceos ofrece estrechas analogías con el de los reptiles.

No ocupa un lugar intermedio entre estos y los peces, como se había dicho por algunos anatómicos, sino que, como manifiesta Edinger, corresponde al mismo tipo que el de los reptiles.

---

(1) Untersuchungen über die Vergleischende Anatomie des Gehirns. 1.º das Vorderhirn. Von. Dr. L. Edinger, 1888.

Siendo el encéfalo de los batráceos la formación más sencilla entre los vertebrados, su estudio se ha considerado de gran interés porque se ha supuesto, y con algún fundamento, que dada su simplicidad podrían resolverse en él ciertos problemas de solución extremadamente difícil en los vertebrados superiores.

***

Las vesículas anteriores de estos vertebrados son dos masas nerviosas prolongadas, soldadas por delante al nivel del lóbulo olfatorio, libres en su parte media y nuevamente fusionadas en su tercio posterior. Lateralmente se percibe un surco antero-posterior que divide la superficie externa de las vesículas en dos porciones; una superior *(corteza ó manto cerebral)* y otra inferior *(ganglio primordial)*. Una pequeña depresión separa por delante la corteza del lóbulo olfatorio; por detrás remata ésta en un ángulo redondeado, libre, que corresponde, según Edinger, al lóbulo occipital, cuya primera aparición se observa en estos vertebrados.

El *ganglio basal* se destaca, bajo el aspecto de una pequeña eminencia, prolongada en sentido antero-posterior, ocupando la base de los hemisferios.

En la figura primera hemos representado un corte frontal del cerebro de la rana sculenta.

La porción derecha de la figura ofrece por arriba el tabique de la corteza, y por abajo el *ganglio primordial*, separadas ambas partes en la pared ventricular por un surco poco profundo, que denominaremos *surco intermedio*, muy manifiesto en los preparados tratados por el método de Golgi (á consecuencia del endurecimiento de la sustancia nerviosa.) En el interior mismo del tabique y continuando la dirección del surco intermedio, se descubre una zona estrecha, dirigida hacia arriba y hacia adentro, con pocas células, y que por separar el tabique (D) del ganglio primordial (E), la denominaremos zona limitante (F).

La parte izquierda de la misma figura, representa la corteza ó manto, que ofrece frente al surco intermedio un ligero engrosamiento. Precisamente en este mismo punto se ve surgir de la capa celular que yace aplicada al epitelio ventricular, una prolongación curva que avanzando hacia fuera y hacia abajo, termina muy cerca de la superficie libre. Esta proyección periférica de la capa celular, á la que llamaremos *región curva ó arqueada*, es constante en todos los batráceos y marca, á nuestro juicio, un principio de diferenciación de la sustancia cortical (B).

Como ya evidenciaron Stieda, Edinger, etc., los copúsculos nerviosos forman, en estos vertebrados, una ancha faja profunda aplicada directamente sobre la pared

ventricular, hasta el punto de no ser posible la distinción clara de los elementos nerviosos y ependimales, sino estudiando su distinta morfología, que sólo el método de la impregnación al cromato de plata pone de manifiesto de una manera muy ostensible.

En la región seperior de la corteza, la capa celular es muy gruesa, llegando sus elementos hasta muy cerca de la periferia; estréchase bastante conforme desciende, abarcando la extensión del tercio próximamente de la sustancia cortical. En este



Figura núm. 1

Corte vertical frontal de una vesícula anterior de un batráceo. A, porción superior de la corteza; B, porción arqueada; G, porción inferior de la corteza; D, tabique; F, zona limitante, y frente á ella el surco intermedio; E, ganglio primordial con los grupos corpusculares.

punto es muy marcada la separación entre la zona molecular y la granulosa ó celular.

La disposición de los elementos en esta región es muy regular; forman series superpuestas sobre el epitelio ventricular. Frente al surco intermedio, los elementos que forman la zona granulosa ó celular, se separan del epitelio y avanzan oblicuamente hacia abajo y hacia afuera, para formar la *región arqueada*. Un pequeño espacio claro, con escasas células, limita hacia adentro esta región, separándola de los demás corpúsculos, que continúan la dirección general de la capa cortical. Por debajo de la porción *arqueada* adelgaza considerablemente la citada zona celular, perdiendo algo aquella simetría y regularidad de orientación peculiar á los corpúsculos de la parte superior. Al nivel de la porción abdominal de la vesícula adquiere otra vez gran espesor la zona piramidal, distribuyéndose irregularmente sus elementos.

El segmento interno de la figura comprende dos regiones: 1.ª, superior que se continúa con la corteza por arriba; 2.ª, inferior que corresponde al *ganglio* primordial. Ambas regiones están separadas como llebamos manifestado por la zona limitante ó pobre en células.

La disposición de los elementos que pueblan estas dos porciones difiere considerablemente. Los del tabique ó región superior, ocupan toda la extensión de este territorio nervioso, ofrecen una talla muy uniforme y están separados entre sí no formando agrupaciones. Cada célula de estas se guarece en una lagunilla linfática, con perfecta independencia de las demás. Idéntica disposición puede evidenciarse en la región del tabique del encéfalo de los reptiles.

En cambio los elementos que habitan el *ganglio basal ó primordial* se apiñan en grupos apretados, formando, á manera de los grupos isogénicos de los cartílagos hialinos, familias celulares, alojadas en una laguna linfática común.

Además, estos islotes celulares dispónense formando un semicírculo irregular, cuya distribución recuerda al núcleo esférico de los reptiles. (Figuras 1.ª y 2.ª) Las células de este centro son abundantísimas en la proximidad del ventrículo lateral y también hacia la periferia, circunscribiendo un espacio central con pocos elementos y abierto hacia abajo.

La capa molecular ó zona pobre en células, forma la región periferia de la corteza. Es muy gruesa en la porción media, estando allí correctamente separada de la capa celular subyacente. En las partes superior é inferior de las vesículas, los elementos nerviosos avanzan bastante hacia afuera, invadiendo la zona molecular. Lo mismo que la sustancia gris certical de los vertebrados superiores, exhibe la zona molecular de los batráceos algunos corpúsculos nerviosos, que ofrecen caracteres especiales.

La figura segunda muestra un corte antero-posterior de las vesículas anteriores. Obsérvase primeramente el lóbulo olfatorio, separado del resto del cerebro por un pequeño surco periférico. En la parte interna de la vesícula se percibe otro mucho más profundo (E y F) que limita la porción olfatoria de las partes próximas. El ventrículo lateral se extiende en sentido antero-posterior, separando la porción interna del cerebro de la porción externa. En la pared interna de esta cavidad se observan dos surcos que separan distintos territorios nerviosos.

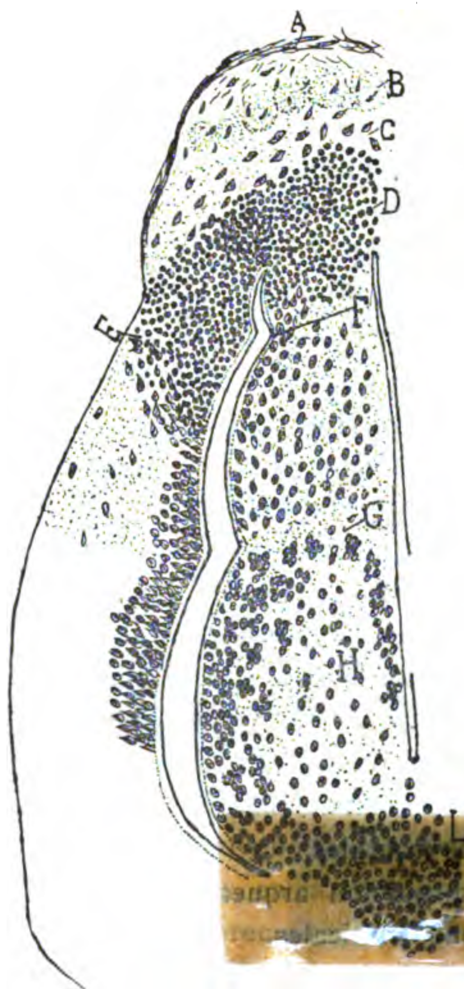


Figura núm. 2

Corte antero-posterior y horizontal de una vesícula anterior de la rana. A, zona fibrilar del centro olfatorio; B, zona glomerular con escasas células; C, zona de las células empenachadas; D, zona granulosa; F, surco interno que limita la región olfatoria; E, surco externo que separa este centro de la corteza cerebral en el extremo anterior de la zona piramidal; G, zona limitante; H, ganglio basal; L, ganglio posterior.

El primero corresponde al límite posterior de la porción olfatoria; el segundo, al surco intermedio, que separa el tabique del ganglio basal.

El lóbulo olfatorio muestra pocas células en su zona fibrilar periférica, escaseando también en la capa subyacente ó zona glomerular. Por debajo de esta, observamos una extensa superficie limitada inferiormente por la gruesa zona granulosa y por encima por la glomerular, que alberga corpúsculos de una talla mayor que la de los anteriores y de forma prolongada en su mayor número. Son los elementos fusiformes ó células empenachadas, comunes á todos los vertebrados. Por debajo de esta zona encontramos la granulosa, que es muy gruesa, y que se prolonga por dentro y por fuera hasta los límites laterales de la región olfatoria. Los corpúsculos que la constituyen, se distingen de los anteriores y de los elementos propios de las vesículas cerebrales, (corteza espectalmente) por ser mucho más pequeños, teñirse intensamente con la hematoxilina y ofrecer una forma correctamente esférica. Los granos se apiñan estrechamente en las proximidades del epitelio ventricular y se extiendem, como llevamos indicado, bastante atrás en la sustancia propia de la corteza, insinuándose por debajo de la porción anterior de la región piramidal. En el punto de reunión de las formaciones granulosa y piramidal, no existe espacio alguno separatorio, distinguiéndose los elementos propios del cerebro por su mayor grosor, su palidez, y por no ofrecer una disposición perfectamente esférica, como ocurre con los granos. La región piramidal, en su porción colindante con la zona granulosa, se inclina algo hacia la parte periférica de la corteza, formando una prolongación oblicua terminal.

La misma figura pone de manifiesto la distribución de las células nerviosas en el resto de la vesícula, que en nada difiere de la descripción que hemos hecho anteriormente, al ocuparnos de las partes nerviosas descubiertas mediante una sección frontal de estos centros.

En el ganglio primordial se descubren la formación interna ó ventricular y la externa ó periférica, pero no es tan evidente la disposición curvilínea de los grupos celulares como en los cortes frontales.

Tampoco se percibe la porción arqueada de la zona celular cortical, de fácil demostración en las secciones verticales.

Los dos ganglios basales, derecho é izquierdo, se unen en la parte posterior por delante de la comisura anterior y del ventrículo medio, formando allí un centro muy rico en células. (Figura 2.ª L.)

Morfología de las cëlulas nerviosas

II

En 1844 Hannover (1) describió en el cerebro de los anfibios: 1.°, *células esféricas*, algunas de conformación piriforme, provistas de una fibra descendente; 2.°, *células pálidas*, de contornos indistintos, muy abundantes en la parte interna de la corteza; 3.°, *células cónicas*, cuyo cuerpo toca por dentro el ventrículo, mientras que el polo externo se prolonga en una fibra que remata en la periferia. Estas últimas células están provistas de apéndices pestañosos. Además admite, envolviendo á todas estas variedades corpusculares una fina sustancia granulosa. Leydig, (2) describe en la salamandra células glanglionares, é indica que están dispuestas en series longitudinales y orientadas en dirección perpenticular á la cavidad ventricular. En la zona exterior de la corteza, existirán según este autor, elementos situados con mucha irregularidad, siendo algunos horizontales y paralelos á la superficie libre.

Según Stieda (3) el lóbulo esférico de la rana consta de una sustancia fundamental granulosa, sumamente fina, que aloja en su seno células nerviosas en forma de uso, esféricas y piriformes; además otros elementos muy pequeños que llamó granos. Las células ganglionales y los granos, forman una masa compacta sobre el ventrículo, escaseando mucho en la zona periférica de la corteza, y en la parte inferior y lateral del lóbulo.

Bellonci (4) aplicando una disolusión de ácido ósmico, al 1/500 ó 1/1000, sobre los centros nerviosos, puso de manifiesto en un gran número de vertebrados, dos clases de células: 1.°, células *transparentes*, en las cuales no se ha reducido el ácido ósmico, y 2.°, células *ennegrecidas* por la precipitación de esta sustancia. También en los batráceos encuentra este histólogo ambos tipos corpusculares. Las células enne-

(1) Recherches microscopiques sur le système nerveus. Copenhague chez P. G. Philipsen etc. 1844.
(2) Leydig. Franz. Anatomisch-histologiche Untersuchungen der Fische und Replilien. Berlín, 1853.
(3) Stieda, Ludwig. Studien über das Central-Nervensys-tem der Wirbelthiere. Leipzig, 1870.
(4) Bellonci Giuseppe. Ricerche comparative sulla struttura dei centri nervosi dei vertebrati. Roma, 1880.

grecidas ofrecen un desarrollo mayor que las otras, y muestran un núcleo prolongado, una espansión protoplasmática exterior y la espansión funcional ó cilindro-eje. Estos elementos corresponderían al tipo celular que habita en las astas anteriores de la médula.

Las células transparentes ó pálidas tienen, según Bellonci, una forma esférica con un núcleo elíptico de gran tamaño. El protoplasma no envuelve completamente al núcleo, y origina multitnd de ramificaciones. El cilindro-eje es sumamente tenue, brota ordinariamente de uno de los polos de la célula.

Estos corpúsculos moran en unos espacios ó mortajas formadas por la neuroglia. En cuanto á las células morenas parece que no ofrecen una conexión tan íntima con la neuroglia. Según este autor las células morenas serán motores y las pálidas sensitivas.

Esta división fisiológica de las células nerviosas, fundada en su distinta reacción con el ácido ósmico, no está á nuestro juicio muy justificada. En el lóbulo óptico de los batráceos y reptiles, centro eminentemente sensorial, se perciben células de ambas variedades, y á veces en una misma serie corpuscular se encuentran elementos pálidos y enmorenecidos, así como también vénse algunos ligeramente impregnados, que no se sabe á cual de las dos clases pertenecen.

Además de las investigaciones precedentes realizadas con los métodos incompletos del carmín, hematoxilina, ácido cósmico, etc., tenemos las modernas de Oyarzum (1), S. Ramón y Cajal (2), C. Calleja (3) y las recientes de Berdez (4) (que no conocemos detalladamente) llevadas á cabo con el método rápido de Golgi, modificada por mi hermano.

En estos trabajos se describe detalladamente la morfología de las células de las vesículas anteriores. Mi hermano asimila el plan estructural de estos centros al de la sustancia gris del cerebro de los reptiles, aves y mamíferos, reconociendo en todos estos vertebrados los rasgos típicos de las pirámides y las dos clases de elementos nerviosos descritos por Golgi en su renombrado trabajo de «Sulla fina Anatomia degli Organi Centrali del sistema nervoso,» (Milano, 1886), denominados motores y sensitivos, pero mejor caracterizados por las denominaciones de células de cilindro largo y

(1) Oyarzum. Veber den feinese Bau dis Vorderhirns der Amhpibien. Arch. f. mik. Anat Bd XXXIV, 1889.
(2) Ramón y Cajal. Estructura fundamental de la corteza cerebral de los batráceos, reptiles y aves. Agosto 1891.
(3) La región olfatoria del cerebro en los modelos. Madrid, 8 de Octubre de 1893.
(4) Berdez. La cellule nerveuse et quelques recherches ser les cellules du hemispheres de la grenonille. (Thése d' habilitation Lausann, 1893.)



de cilindro corto, como lo hace mi hermano, sin prejuzgar su modalidad dinámica.

Los rasgos morfológicos de las pirámides, que son los elementos predominantes en las vesículas de los batráceos, y en su mayor parte comunes á los elementos análogos de los vertebrados superiores, son los siguientes:

1.° Cuerpo prolongado en el sentido del radio de la corteza cerebral, con un polo interno ventricular grueso, exento de expansiones, y un tallo arborescente emergido del extremo periférico (figura 3.ª á b, y 4.ª c, c, c.)

2.° Orientación idéntica á las demás pirámides, es decir, perpendicular á las superficies libres interior y exterior del cerebro.

3.° División del tallo periférico en ramas divergentes, de contornos espinosos, rematados libremente en la parte más culminante de la zona molecular.

4.° Colocación en series superpuestas, de talla decreciente, siendo de ordinario mayor el tamaño de las pirámedes cuanto más profundas son.

5.° Mayor grado de diferenciación en los corpúsculos superficiales, donde se divisan formas más alejadas de la primitiva ó neuroblástica, que en los profundos.

6.° Origen interno de la expansión funcional, aun cuando también á veces brota del cabo periférico, en su punto de emergencia, y curso periférico del cilindro, que llega constantemente á la zona molecular dando escasas ramas colaterales en su trayecto. Pero como evidencian las láminas 3.ª y 4.ª, no todos los elementos que pueblan la zona celular profunda corresponden á la descripción que concluímos de hacer, pudiendo reconocerse entremezcladas á las pirámides las siguieutes células, por cierto muy poco numerosas.

Primer tipo. *Célula gruesa*, de cuerpo irregular, de expansiones divergentes, muy desparramadas y exentas de espinas (figura 3.ª d). Su cilinder brota de un tallo protoplasmático y se pierde en la capa molecular.

Segundo tipo. Célula de cuerpo esférico, grueso, y cuyas ramas protoplasmáticas arqueadas se distribuyen hacia dentro, insinuándose por los estrechos resquicios intercelulares. (Figuras 3.ª l y 4.ª d).

Tercer tipo. Célula de cilindro-eje descendente, que se agota dividiéndose en ramitas muy tenues entre los cuerpos de las pirámides. (Figura 4.ª l).

Cuarto tipo. Célula de cuerpo globuloso, situada en la parte más superficial del estracto corpuscular, cuyas expansiones protoplasmáticas se esparcen hacia arriba divergiendo mucho, y cuyo cilinder se distribuye también por la zona molecular.

Como se ve, pues, la morfología de los elementos de la capa profunda de la corteza no es uniforme, lo cual da á entender que de igual modo que en la sustancia gris de las circumboluciones de los vertebrados superiores, se trata aquí de

células muy distintas bajo el punto de vista anatomo fisiológico. Es muy probable que algunos de estos elementos correspondan á los polimorfos de los extraotos profundos de las circumboluciones, y otros verosimilmente, á los corpúsculos de cilin-

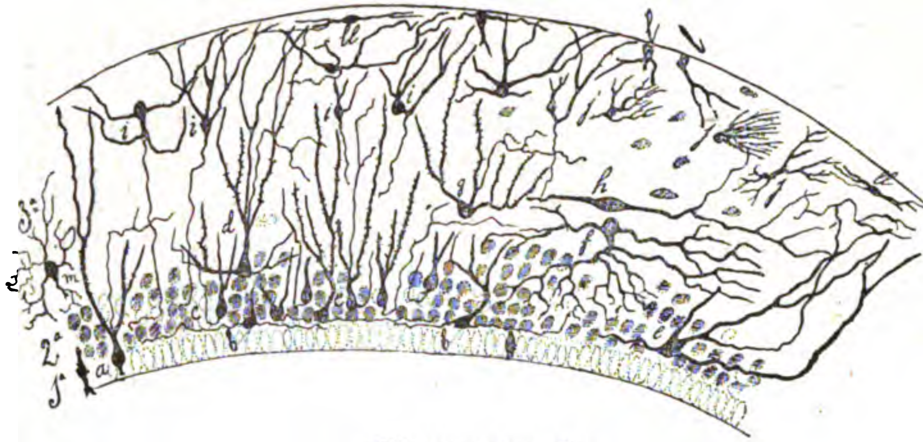


Figura núm. 3

Segmento de la corteza cerebral de un batráceo: 1.ª, zona epitelial; 2.ª, celular, ó de las pirámides 3.ª, zona molecular; a, pirámide profunda con un pequeño apéndice parietal; b, célula piramidal cuyo cilinder corre gran trecho profundamente; e, célula de cuerpo irregular y ramas protoplasmáticas muy largas; f, célula con apéndices protoplasmáticos profundos; d, pirámide superficial; g, pirámide disloca-da; h, célula fusiforme; j, j, células enanas; i, i, pirámides dislocadas de cilindro-eje descendente; l, l, cé-lulas cónicas superficiales; ll, célula fusiforme superficial.

dro-eje ascendente, descritos por Martinoti y mi hermano en los mamíferos. Pero es muy difícil, sino imposible, el reconocer estos distintos tipos de elementos en los

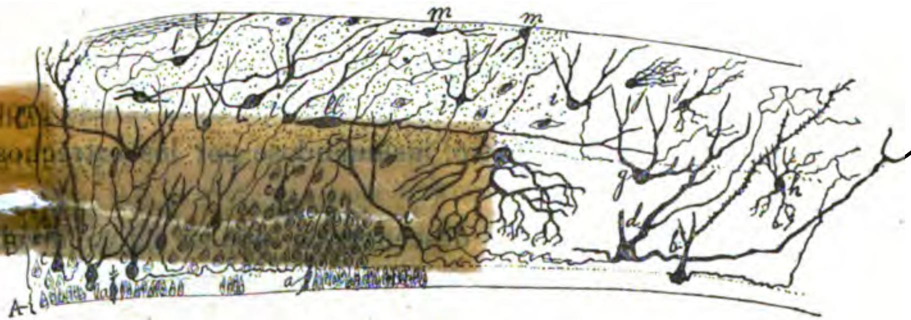


Figura núm. 4

Segmento transversal de la vesícula anterior. A, zona epitelial; B, zona de las pirámides; C, zona molecular: a, cuerpo de un corpúsculo epitelial; b, pirámide profunda; d, célula gruesa de ramas lisas; c, c, pirámides; e, célula de cilinder descendente y arborizado; f, célula de ramas protoplasmáticas profundas; g, pirámide superficial; h, célula pequeña de ramitos flexuosos; j, células enanas; i, i, pirámides dislocadas; m. m. células cónicas ó globulosas superficiales; l, pirámide de cilinder muy delgado horizontal; ll, célula fusiforme profunda.

batráceos, especialmente por la casi invariable marcha del cilindro-eje hacia la periferia, lo mismo en las pirámides que en los otros corpúsculos.

S. Ramón y Cajal describe en su trabajo publicado hace algún tiempo (1) sobre la sustancia gris cortical de los batráceos, los dos tipos celulares de Golgi, ó sean células de cilindro largo y de cilindro corto. A decir verdad nosotros no hemos podido distinguir con claridad estas dos especies de elementos nerviosos. Siempre la espansión nerviosa se ramifica abundantemente en el seno de la zona molecular, sin que hayamos podido comprobar de una manera precisa, ni el agotamiento de estas ramificaciones, ni la continuidad con una fibra de los pedúnculos. Unicamente el corpúsculo designado con la letra e, (Figura 4.ª) mostraba un cilindro terminado en el seno de la misma zona corpuscular.

Porción arqueada.—En este punto las células se disponen oblicuamente con relación á la superficie cortical, y ofrecen una talla pequeña, mostrando un cuerpo lanceolar ó prolongado, con un cilindro-eje central y un tallo protoplásmico periférico, idéntico al de los demás elementos nerviosos ó pirámides. Por detrás de esta zona (Figura 6.ª) marcha hacia adelante el fascículo lateral del cerebro, que reuniéndose al interno, distribuido especialmente por el ganglio primordial, forman el pedúnculo cerebral ó fascículo de las vesículas anteriores.

En las regiones dorsal y abdominal de la corteza, los corpúsculos nerviosos reproducen exactamente los caracteres anatómicos de las pirámides y demás células descritas anteriormente, las que invaden casi totalmente la zona molecular.

Zona molecular.—Perfectamente limitada y separada de la celular en la región externa del cerebro, es muy estrecha y mal limitada en la dorsal y abdominal.

La composición de esta corteza es sumamente compleja. Dos son los elementos fundamentales que entran á constituirla.

1.° *Células nerviosas.*—Las figuras 3.ª y 4.ª muestran los distintos tipos celulares que hemos encontrado en numerosas observaciones. Tocando á la superficie [illegible] de la corteza descúbrense unos elementos *cónicos*, orientados ya [illegible] curso oblicuamente, y cuyas ramas protoplasmáticas de igual modo que el cilindro eje se distribuyen por la parte más alta de la zona molecular. (Figuras 3.ª l y 4.ª m).

Pirámides dislocadas.—(Figura 3.ª i i). Corresponden á las células ya descritas; su cilindro es descendente, llegando á veces hasta cerca del epitelio ventricular; á juicio nuestro asciende después, para distribuirse por la zona molecular.

(1) Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. Estructura fundamental de la corteza cerebral de los batráceos, reptiles y aves. Agosto 1891.

el punto de no poderse en ocasiones averiguar cual de esas ramificaciones prolonga el verdadero cilinder.

La misma figura 6.ª ofrece dos células períficas, de espansiones protoplasmáticas muy largas y tendidas en sentido opuesto. El cilinder de una de estas (Figura 6.ª h) corre paralelamente á la superficie interna, ingresando en las filas corticales.

Las fibras nerviosas de esta región no tienen á nuestro parecer ninguna conexión con el cuerpo calloso, y si con el fascículo basal, donde se ven ingresar algunas y otras en el extrato ascendente que alcanza el tabique por arriba, continuándose por abajo con las fibras periféricas de la corteza, que como muestra la figura 7.ª forman un tractus bien manifiesto en el ángulo inferior ó abdominal de la misma. Más arriba estas fibras forman un entrecruzamiento por delante de la cormisura anterior que puede considerarse como un quiasma de las fibras de los ganglios primordiales.

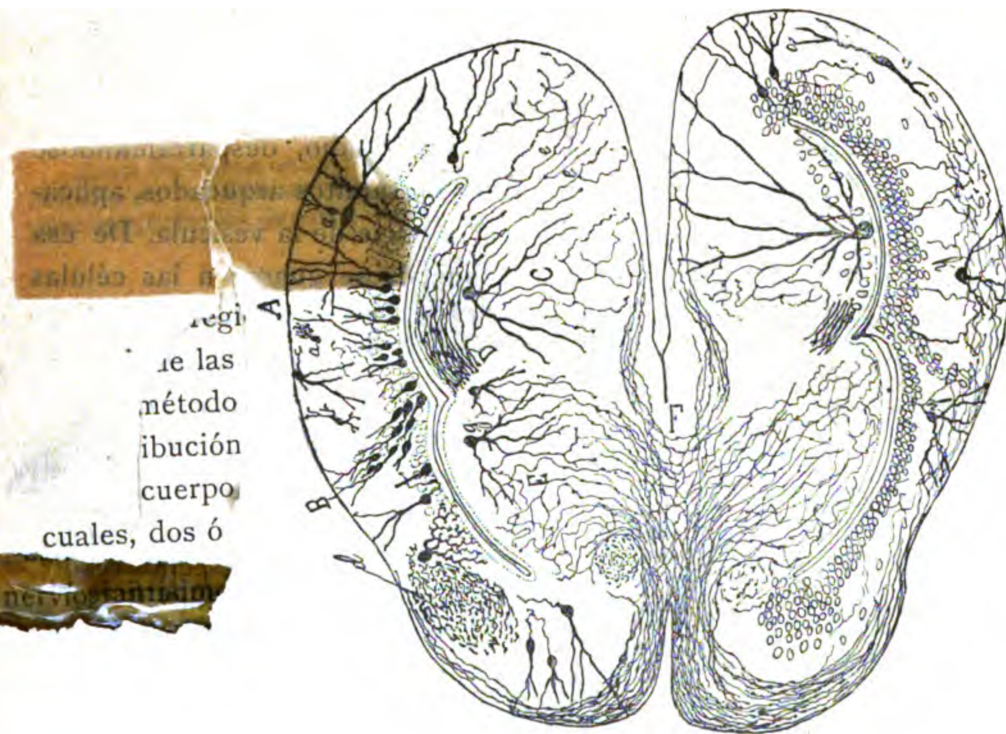


Figura núm. 7

Sección frontal del encéfalo de la rana. A, parte superior de la corteza con algunos corpúsculos nerviosos.; B, porción arqueada; C, tabique con uno célula de cilinder ramificado; D, fibra del cuerpo calloso; e e, terminación de las fibras callosas, en la parte superior del tabique ó ángulo superior de la corteza; E, ganglio basal; g, células de esta región; F, decusación de algunas fibras del ganglio primordial que por abajo se continúan con las corticales; d, sección trasversal del fascículo lateral; h h, células de la corteza.